

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт Фундаментальной Биологии и Биотехнологии

институт

Кафедра водных и наземных экосистем

кафедра

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____ Колмаков В. И.

подпись

« _____ » _____ 2016 г.

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

06.03.01. – Биология

Фотосинтетические характеристики некоторых видов мхов в
течение вегетационного сезона

тема

Руководитель

подпись, дата

к.б.н, Филиппова И. П.

Выпускник

подпись, дата

Шакирова Л. Р.

Красноярск, 2016

Содержание

Введение	3
Обзор литературы	5
1.1 Фотосинтез	5
1.2 Флуоресценция.....	8
1.3 Нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла	10
1.4.1 Хлорофилл.....	12
1.4.2 Каротиноиды	13
1.5 Светособирающий комплекс	15
1.6 Факторы, влияющие на фотосинтез.....	17
1.6.1 Освещенность	17
1.6.2 Температура	18
1.6.3 Водный стресс.....	18
1.6.4 Недостаток минеральных веществ.....	19
Материалы и методы исследования	21
2.1 Объекты исследования	21
2.2 Измерение фотосинтетических параметров	22
Результаты и обсуждения	24
Список использованных источников	26
ПРИЛОЖЕНИЕ А.....	30
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	32
ПРИЛОЖЕНИЕ В	35

Введение

К отделу мохообразных относятся высшие растения, обычно связанные в своей жизни с достаточным, часто избыточным увлажнением. Немногие из них произрастают в засушливых областях, в сухой период такие мхи находятся в состоянии покоя и возобновляют жизнедеятельность при выпадении осадков (Комарницкий, 1975).

Значение мхов разнообразно. Они участвуют в создании особых биоценозов, особенно там, где почти сплошь покрывают почву, они могут выступать как первопоселенцы, пионеры зарастания. Например, они могут расти на склонах к засухе почвам (ShubinLan, 2012). Отмершие остатки мохообразных создают постепенно обогащенный гумусом субстрат. Все растущие на болоте растения, включая мхи являются торфообразователями. Роль их в образовании торфа примерно та же, что в сложении растительности болота. Сфагновые мхи используют в качестве перевязочного и ранозаживляющего средства, основанное на их поглощающей способности и бактерицидности. Более чем у половины подвергнутых исследованию видов обнаруживается антибиотическая активность. Перспективно применение мхов для очистки сточных вод горнодобывающих предприятий, при пропускании сточных вод через мох он может поглотить содержащиеся в них ионы добываемого элемента. Большое значение имеет использование мохообразных (главным образом листостебельных мхов) для индикации условий среды, выявления степени ее загрязнения (Бардунов, 1984).

Большая часть знаний о фотосинтезе уже была получена. Блекман и Смит издали свою работу по влиянию концентрации CO_2 на фотосинтез и дыхание. В исследовании также задействовали мох - *Fontinalis antipyretica*. Этот вид использовался во многих ранних исследованиях, в частности О. Бод описал своего рода дыхание, происходящее на свету, и отличавшееся от ночного дыхания. Далее он обнаружил, что фотосинтез наиболее продуктивен при облучении растения синим и красным светом. В отличие от сосудистых растений, фотосинтетическая способность мхов ниже. Для мхов

характерен С3 путь фотосинтеза, при котором фиксируемый CO_2 , обнаруживается в С-3 положении фосфоглицериновой кислоты (Якушкина, 2003).

В отличие от С4 растений мхи способны фотосинтезировать при сравнительно низких температурах, для светового насыщения им не нужен полный солнечный свет, они способны к чистой фотосинтетической активности при низкой освещенности. Наибольшая продуктивность в течение дня наблюдается в утренние и вечерние часы (Glime, 2007).

Цель данной работы: изучить фотосинтетические характеристики некоторых видов мхов в течение вегетационного сезона.

Задачи:

1. Определить содержание фотосинтетических пигментов у печеночников (2 вида), и у зеленых мхов (23 вида).
2. Определить значение квантового выхода фотосинтеза и скорость электронного транспорта, у некоторых видов мхов.
3. Изучить динамику содержания пигментов в течение вегетационного сезона у мхов.
4. Изучить динамику фотосинтетических параметров в ходе вегетационного сезона, при различных температурных условиях.

Обзор литературы

1.1 Фотосинтез

Фотосинтез-это процесс, приводящий к образованию углеводов из углекислого газа на свету, он осуществляется на свету организмами, содержащими хлорофилл, потому ему принадлежит центральная роль в общей энергетике клетки, поскольку именно этот процесс служит первичным источником всей энергии, используемой живыми организмами в процессах жизнедеятельности, он составляет основу метаболизма зеленой растительной клетки, так как благодаря нему растения из солнечной энергии, CO_2 , воды образуют глюкозу и другие вещества на основе углерода, в конечном счете, эти вещества преобразуется в растительную ткань (Glime, 2007).

Фотосинтез - процесс многостадийный, представляющий сложный комплекс последовательно протекающих, различных по природе и скорости реакций. Специфика фотосинтеза состоит в тесном взаимодействии фотофизических, фотохимических и ферментатических реакций (Гавриленко, 1975). Все его особенности до конца еще не выяснены и глубокий постоянный интерес к вопросам механизма фотосинтеза определяется не только огромным значением этого процесса в общей жизнедеятельности живых организмов, но также необходимостью детального изучения процесса фотосинтеза для решения ряда вопросов общей биологии, таких, как проблема биоэнергетики, механизмы регуляции процессов в живой клетке, природа возбужденных состояний молекул, механизмы миграции энергии в живой системе и многих других вопросов биофизики и биохимии.

Тем не менее, понять его механизм в общих чертах можно, если исходить из основных химических и биохимических принципов и нескольких логичных предположений.

Для того, чтобы процесс фотосинтеза протекал нормально, в клетки к зеленым пластидам должен непрерывно поступать углекислый газ, основным его поставщиком служит атмосфера (Якушкина, 2003). CO_2 - это соединение с более высоким уровнем окисления чем углеводы, а это означает, что для

превращения CO_2 в (CH_2O) , нужно ввести водород в молекулу CO_2 , т. е. восстановить ее (Эдвардс, 1986). Чтобы превратить CO_2 в углеводы, в систему необходимо внести эквивалентное количество свободной энергии. Можно в определенной степени предсказать, как будет расходоваться вкладываемая в процесс энергия.

Энергия, необходимая для фотосинтеза - это энергия света. Отсюда следует, что фотосинтезирующий организм должен иметь какой-то механизм, способный улавливать световую энергию и передавать ее другим участникам фотосинтетического процесса. Таким механизмом служит пигментная система, главным компонентом которой является хлорофилл (Гудвин, 1968).

Для продуктивности растения важно, чтобы ассимиляция, происходящая при фотосинтезе, обеспечивала прирост органического вещества, поскольку большая часть органов растения - корни, побеги, цветки, плоды и т. д. - только его потребляет, а также, чтобы выработанные листом ассимилянты были использованы растением на рост и развитие (Культиасов, 1982).

При фотосинтезе световая энергия поглощается и преобразуется в энергию химических соединений, на 1 грамм-атом поглощенного углерода фиксируется 477 кДж (114 ккал) энергии. В процессе фотосинтеза участвуют вызываемые светом фотохимические реакции, а также не нуждающиеся в свете ферментативные реакции и процессы диффузии, благодаря которым происходит обмен CO_2 и O_2 между хлоропластами и наружным воздухом. Каждый из этих процессов находится под влиянием внутренних и внешних факторов и может ограничивать продуктивность фотосинтеза в целом.

Фотохимический процесс начинается сразу же, как только хлоропласты улавливают фотосинтетически активную радиацию (ФАР). В реакциях, вызываемых светом, участвуют две последовательно действующие пигментные системы - фотосистема I (ФС I) и фотосистема II (ФС II).

ФС I состоит из структурированного пигментного агрегата, содержащего главным образом хлорофилл а (количественное отношение

хлорофилла a/b от 6:1 до >10:1); реакционным центром здесь служит комплекс хлорофилла a с белком, имеющим максимум поглощения при 700 нм, в связи с чем этот комплекс называют также пигментом 700. Соотношение между общим хлорофиллом и пигментом 700 составляет у травянистых растений приблизительно 300:1, у лиственных деревьев около 450:1, а у вечнозеленых хвойных растений от 600:1 до 1500:1.

ФС II содержит относительно больше хлорофилла b (Хл b) (отношение хлорофиллов a/b от 1,2:1 до 2:1), и здесь имеется комплекс Хл a - белок с максимумом поглощения при 680 нм. Кроме того, в обеих фотосистемах содержатся добавочные пигменты - каротиноиды, а у водорослей - фикобилины.

Для переноса одного электрона через обе последовательно включенные фотосистемы требуются два световых кванта, а на каждую высвобождающуюся молекулу кислорода - 8 квантов (экспериментальная величина). Квантовый выход фотосинтеза, т. е. фотохимическую работу, совершенную благодаря поглощению светового кванта, выражают в молях выделенного O_2 на 1 моль поглощенных фотонов.

Квантовый выход фотосинтеза зависит от спектрального состава света и от плотности потока фотонов. Пока радиация является единственным лимитирующим фактором, интенсивность фотосинтеза возрастает пропорционально плотности потока фотонов. Поэтому большой угол, α (иначе квантовый выход), подъема кривой зависимости фотосинтеза от света (световой кривой) служит показателем хорошего использования квантов. Квантовый выход зависит от количества поступившей энергии.

При благоприятных условиях квантовый выход у растений достигает 0,05-0,1 моля на 1 Эйнштейн. Однако в среднем он оказывается ниже, так как скорость фотосинтеза часто лимитируют вторичные процессы - особенно при сильном освещении, при пониженном поступлении CO_2 и при уменьшении активности ферментов в связи с процессами развития.

Влияние концентрации пигментов на фотосинтез выявляется при пересчете интенсивности поглощения CO_2 на определенное содержание хлорофилла в листьях. При этом оказывается, что в большинстве случаев хлорофилл имеется в избытке. Пока листья остаются зелеными, эффект различия в содержании хлорофилла при сильном освещении почти незаметен, но он отчетливо проявляется при недостаточном освещении, например в естественных условиях в глубокой тени или при низком стоянии солнца. При слабом освещении концентрация хлорофилла и отношение хлорофиллового/б сильно влияют на квантовый выход фотосинтеза. Если же недостаток хлорофилла настолько велик, что он уже отчетливо виден невооруженным глазом, то продуктивность фотосинтеза снижается и при сильном освещении.

Недостаток хлорофилла наблюдается иногда в начале разворачивания листьев и всегда проявляется осенью, когда листья желтеют, а также при побледнении листьев в результате нарушений баланса минеральных веществ, при засухе, после инфекций или воздействия вредных газов. Наконец, недостаток хлорофилла может быть обусловлен генетически, как, например, у мутантов с пестрыми или желтыми листьями.

Пигментный аппарат приспосабливается к световому режиму местообитания. Теневые листья деревьев содержат больше хлорофилла, чем световые; кроме того, отношение хлорофиллового/б у световых листьев сдвинуто в пользу Хл а (Лархер, 1978).

1.2 Флуоресценция

Высококчувствительным методом исследования пигментных систем, широко применяемым в настоящее время в исследованиях фотосинтеза, является метод, основанный на измерении интенсивности флуоресценции пигментов.

Флуоресценция - излучение световой энергии при переходе фотовозбужденной молекулы пигмента из первого возбужденного

синглетного состояния в основное, невозбужденное состояние. Перед этим идет процесс поглощения хлорофиллом кванта видимого света, один из π -электронов переходит на более высокий энергетический уровень и молекула оказывается в «возбужденном» состоянии. Однако, время жизни ее в этом состоянии чрезвычайно мало, и поэтому электрон вновь возвращается в исходное положение (Гунар, 1972). Флуоресценция представляет один из возможных путей «разрядки» энергии электронного возбуждения молекулы пигмента. Вероятность излучения поглощенной молекулой энергии в виде света флуоресценции зависит от ряда факторов: химической структуры вещества, его физического состояния, возможности миграции энергии в системе, эффективности преобразования энергии в химическую форму и т. д. (Гавриленко, 1975).

В листьях хлорофилл излучает гораздо слабее, чем в растворе, так как часть поглощенной энергии используется на сенсibilизирование фотохимических реакций. Поэтому возрастание интенсивности фотосинтеза, как правило, влечет за собой ослабление флуоресценций.

Спектры флуоресценции так же, как и спектры поглощения, являются важным физическим параметром, характеризующим химическую природу и состояние пигментов. Для всех пигментов класса порфиринов характерна интенсивная флуоресценция в красной области спектра.

Исследования спектров флуоресценции в настоящее время широко используются для характеристики состояния пигментных систем, определения количественного содержания пигментов, изучения динамики - взаимопревращения пигментов при фотобиологических процессах, характера взаимодействия молекул пигментов в системе.

В последние годы интенсивности флуоресценции и анализ спектров флуоресценции широко используют при исследовании первичных реакций фотосинтеза и процессов миграции энергии, для характеристики пигментного состава и функциональной активности ФС I и II, и изучения многих других вопросов механизма фотосинтеза.

Большим преимуществом использования метода флуоресценции является возможность проведения измерений *in vivo*; при этом исследования можно проводить на интактных органах растения, клетках, суспензии хлоропластов, предварительно обработанных по определенной схеме.

Исследования флуоресценции в различных экспериментальных условиях могут дать информацию о процессах миграции энергии в фотосинтезирующей системе, о кинетике процессов переноса электронов в электронтранспортной цепи и влиянии на этот процесс различных агентов, изменяющих состояние переносчиков ЭТЦ.

Хлорофилл флуоресцирует красным светом. Флуоресценция показывает, что не вся поглощенная хлорофиллом энергия тратится на фотосинтез (Кузнецов, 2006).

1.3 Нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла

Уровень флуоресценции зависит от целого комплекса различных процессов, активация которых при адаптации к свету приводит к снижению уровня сигнала флуоресценции хлорофилла (тушению флуоресценции). Различают два типа тушения флуоресценции - фотохимическое (зависящее от окислительно-восстановительного состояния QA) и нефотохимическое (определяемое уровнем тепловой диссипации энергии возбуждения).

Для того чтобы избежать повреждения реакционных центров светом, интенсивность которого превышает возможности электронного транспорта, растения вынуждены частично диссипировать энергию поглощённых квантов света в виде тепла. Увеличение тепловой диссипации в свою очередь способствует снижению (тушению) флуоресценции хлорофилла как конкурентного процесса (Корнеев, 2002).

Нефотохимическое тушение – сложный процесс, происходящий с участием различных белковых факторов. Одним из важнейших полипептидов, участвующих в термической диссипации, является белок PsbS, связанный с LHCP. Для нефотохимического тушения, помимо низкого

значения pH люмена и зеаксантина, необходим белок PsbS, который чувствителен к низким значениям pH. Белок PsbS, не содержащий хлорофиллов и ксантофиллов, в протонированном состоянии способен связывать экзогенный зеаксантин. Именно белок PsbS, связывающий зеаксантин, является местом, где происходит нефотохимическое тушение. Формально относящийся к семейству светособирающих белков этот белок участвует только в диссипации энергии.

Конфигурация пигментов и конформация белков в тримерах определяют не только эффективный светосбор и высокую белковую стабильность, но и способность контролировать диссипацию энергии. Предполагается, что превращение виолаксантина в зеаксантин способствует диссипации энергии разными путями, в зависимости от условий. В ходе конформационных изменений в LHCP может происходить взаимодействие хлорофиллов и каротиноидов, перенос электрона от хлорофилла к зеаксантину и безрадиационная диссипация энергии комплекса хлорофилл-зеаксантин с переходом его в основное состояние. Безрадиационный переход хлорофиллов в основное состояние может происходить и при межмолекулярном переносе заряда, когда две молекулы хлорофилла близко подходят друг к другу в результате конформационных изменений белка, вызванных дезоксидацией виолаксантина (Карапетян, 2007).

1.4 Пигменты

К основным группам пигментов растительного происхождения, принимающим непосредственное участие в фотосинтезе, относятся: хлорофиллы - соединения тетрапиррольной природы, магний-порфины, каротиноиды - пигменты, относящиеся к группе полиизопреноидов, фикобилины - дополнительные пигменты водорослей, имеющие тетрапиррольную незамкнутую структуру. Однако основным функциональным пигментом является Хл а, который, за исключением бактерий, обнаружен у всех фотосинтезирующих организмов. Именно Хл а служит непосредственным донором энергии для

фотосинтетических реакций, остальные пигменты лишь передают поглощенную ими энергию Хл а.

Каждая группа пигментов включает большое число различных пигментных форм, из которых наиболее важными у высших растений являются: протехлорофилл, хлорофиллы а и b, каротины, ксантофиллы (лютеин, виолаксантин, неоксантины др.).

Характеристика пигментных систем включает количественную оценку содержания в ткани хлорофиллов а и b, их суммы ($a + b$), отношения (a/b), содержания каротина (кр), ксантофиллов (кс), суммы всех каротиноидов ($кр + кс$), отношение зеленых пигментов к желтым ($a + b/кр + кс$).

Важнейшей характеристикой пигментных систем являются спектры поглощения и флуоресценции. Они содержат информацию об индивидуальных формах пигментов, присутствующих в биологической системе, их состоянии, взаимодействии и взаимопревращении в процессах биосинтеза и т. д.

1.4.1 Хлорофилл

Из растений выделено четыре разных типа хлорофиллов. Хл а обнаружен во всех фотосинтезирующих растениях. Более того, в любом растении его больше, чем какого-нибудь другого хлорофилла. Хл b распространен почти так же широко, не обнаружен он только в водорослях, за исключением Chlorophyceae и Euglenophyceae. Известны два типа хлорофиллов с, а именно c_1 и c_2 . Оба они встречаются у представителей семейств Phaeophyceae, Chrysophyceae и Bacillariophyceae, но только хл c_2 обнаружен у Cryptophyceae. Хл d экстрагирован из растений нескольких видов семейства Rhodophyceae, но до сих пор не ясно, существует ли он в этих растениях *in vivo* (Гудвин, 1968).

По химической природе Хл а и b - сложные эфиры дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух спиртов - метилового и одноатомного непредельного спирта фитола. Поэтому их можно определить как фитилметилхлорофиллиды.

Асимметричная молекула хлорофилла включает гидрофильную «головку» и липофильный «хвост», представленный длинной цепью фитола. Подобного рода поляризация гидрофильных и гидрофобных частей имеет важное значение для пространственного фиксирования молекулы хлорофилла в ламеллах гран. Циклическая система конъюгированных двойных связей порфирина и атом магния определяют фотохимическую активность пигмента.

Хл b отличается от хлорофилла a, лишь тем, что у третьего углеродного атома во втором пиррольном кольце его молекулы метильная группа замещена на альдегидную.

Каждый пигмент имеет свой характерный спектр поглощения. Хл a и b имеют ярко выраженные максимумы: в красной области соответственно 660 и 640 нм и в сине-фиолетовой - 430 и 450 нм. Минимум поглощения лежит в зоне зеленых лучей. Этим и объясняется зеленая окраска пигментов.

В живом листе у хлорофиллов более широкий и выравненный спектр поглощения. Так, красный максимум Хл a в хлоропласте имеет несколько пиков: 670, 683, 700 нм; у Хл b он приходится на длины волн 650-655 нм. Аналогичное смещение в сторону длинноволновой части испытывает и синий максимум. Различия между спектрами поглощения хлорофиллов в растворе и листе обусловлены степенью агрегации молекул пигмента и характером их связи с липопротеиновым комплексом в ламеллах.

1.4.2 Каротиноиды

Известно много каротиноидов растений. Играя важную роль в качестве фотосинтетических пигментов, они могут при этом выполнять и другие функции, с фотосинтезом совсем не связанные. Каротиноиды обнаруживаются как в нефотосинтезирующих растениях, например в грибах, так и в нефотосинтезирующих тканях и органах растений, например в лепестках, пыльниках и пыльце некоторых цветов, в глазном пятне *Euglenaspp.*

В тканях высших растений обнаружены каротины - α -каротин и β -каротин и ксантофиллы - лютеин, виолаксантин, неоксантин. Согласно немногим данным, папоротники и мхи содержат в основном те же самые каротиноиды, что и высшие растения. В зеленых водорослях семейства Chlorophyceae обнаружены каротиноиды, типичные для высших растений. Каротиноиды других водорослей более разнообразны. Среди них следует отметить, во-первых, фукоксантин, содержащийся в растениях Phaeophyceae в столь больших количествах, что он определяет характерную бурую окраску водорослей, и, во-вторых, гликозиды каротиноидов, характерные для сине-зеленых водорослей, например миксоксантофилл, представляющий собой 2'-0-рамнозидагликонамиксола.

Каротины - это непредельные углеводороды с эмпирической формулой $C_{40}H_{56}$. В листьях основным каротином является β -каротин. В его молекуле находятся два симметрично расположенных ионовых кольца, соединенных длиной углеродной цепью с системой регулярно чередующихся двойных связей.

Хроматофорную систему каротиноидов составляют конъюгированные двойные связи. Каротиноиды относятся к тетратерпенам и, следовательно, могут рассматриваться как производные пятиуглеродного соединения изопрена. Каротины и ксантофиллы поглощают свет только в области сине-фиолетовых лучей 400-500 нм. Если молекула находится в полностью в транс-конфигурации, ее линейная структура с большим числом π -электронов обуславливает поляризацию электронного перехода вдоль молекулярной оси (Говинджи, 1987).

Каротиноиды так же выполняют функции фотопротекторов – защищают хлорофилл от фотоокисления и подавляют процесс накопления возбужденного синглетного кислорода (Медведев, 2004). Для защиты фотосинтетического аппарата, каротиноиды используют 3 механизма реакций. Согласно первому они тушат возбужденное триплетное состояние молекул хлорофилла. По второму механизму, каротиноид тушит

синглетный кислород. И согласно третьему механизму, каротиноид играет роль предпочтительного субстрата для окисления (Гудвин, 1986).

1.5 Светособирающий комплекс

Первичные реакции поглощения энергии локализованы в светособирающих (или антенных) комплексах (Алехина, 2005). Строение антенн неодинаково у разных групп фотосинтетически активных организмов, но еще не до конца изучено. Антенны могут располагаться в фотосинтетически активных мембранах, как у пурпурных бактерий и зеленых растений, могут состоять из маленьких встроенных в мембрану интегральных белков (Зитте, 2007).

Еще в 1932 г. Эмерсон и Арнон предположили, что в процессе фотосинтеза большинство молекул пигментов выполняет роль "сборщиков квантов света", посылающие энергию на реакционные центры, где происходят фотохимические превращения.

В хлоропластах пигменты организованы в светособирающие комплексы (ССК), в которых осуществляется процесс "сбора" и переноса энергии от антенн на особый тип молекул хлорофилла, входящих в состав реакционного центра и являющихся ловушкой энергии возбуждения. Такая организация процесса "сбора" и передачи световой энергии обеспечивает более интенсивное функционирование реакционных центров.

Выделено 4 типа светособирающих комплексов (ССК) растений. Два из них локализованы в реакционных центрах (внутренние антенны фотосистем II и I) и связывают только молекулы хлорофилла а и каротина. Два других выполняют функции внешних светособирающих антенн и связывают хлорофиллы а и b, каротин и другие каротиноиды.

Внутренняя антенна фотосистемы II организована на пигмент-содержащих белках CP43 и CP47, которые связывают около 30 молекул хлорофилла а и 2—3 молекулы каротина. В состав внешней светособирающей антенны фотосистемы II входят шесть типов полипептидов

(Lhca1—Lhca6). Три из них (Lhca1, Lhca2 и Lhca3) образуют тример и формируют мобильную антенну — светособирающий комплекс II (ССК II). Каждый мономер ССК II содержит 14 молекул хлорофиллов и 4 молекулы каротиноидов. Мобильная антенна ССК II способна "обслуживать" не только реакционные центры фотосистемы II, но и фотосистемы I. Остальные пептиды антенного комплекса, называемые "минорными", занимают промежуточное положение между ядром фотосистем и ССК II.

В состав внутренней антенны фотосистемы I входят около 90 молекул хлорофилла а и 22 молекулы каротина. Светособирающий комплекс фотосистемы I, образующий внешнюю антенну, содержит четыре типа пигмент-связывающих белков — Lhca1, Lhca2, Lhca3 и Lhca4 и включает 80—120 молекул хлорофиллов а и b и каротиноиды.

В антенном комплексе пигменты достаточно жестко структурированы и ориентированы относительно друг друга. Помимо этого в ССК имеется большой набор различных спектральных форм пигментов с широким и перекрывающимся спектром поглощения. В результате происходит быстрое (в течение долей пикосекунд) уравнивание энергии, поглощенной светособирающим комплексом, внутри антенны. В процессах миграции энергии в антенных комплексах участвуют синглетные возбужденные состояния пигментов, которые в виде синглетных экситонов быстро мигрируют от светособирающих молекул к реакционному центру. Так, перенос энергии возбуждения между молекулами хлорофилла в антенне происходит за 0,3—0,5 пс, а от антенны к реакционному центру за 50—100 пс. Благодаря такой высокой скорости передача энергии возможна без флуоресценции. В антенных комплексах энергия передается от каротиноидов к хлорофиллам b, далее к хлорофиллам а и, наконец, в реакционный центр к димерам хлорофиллов а P680 или P700, служащим ловушками энергии возбуждения "светособирающих" пигментов (Медведев, 2012).

1.6 Факторы, влияющие на фотосинтез

Фотосинтетическая продуктивность растений, в большой степени зависит от факторов окружающей среды. Например, колебания температуры действуют на фотосинтезирующие ткани, влияя при этом на скорость и взаимодействие множества отдельных реакций фотосинтеза. Доступность важнейших ресурсов для фотосинтеза (света, воды, CO_2 и элементов минерального питания) также варьируют. Также, на фотосинтез оказывают прямое действие стрессовые ситуации, например - засуха, засоление, загрязнение, дефицит питательных элементов, слишком высокие или слишком низкие температуры.

1.6.1 Освещенность

Обычно листья поглощают 80-85% падающего света в фотосинтетически активной области спектра (400-700 нм). Большая часть непоглощенной лучистой энергии отражается. На отражающую способность листа в значительной степени влияют такие особенности строения эпидермиса, как наличие опушения или солевых желез. Матовые листья *Enceliafarinosa* (с нормальным содержанием хлорофилла на единицу площади) поглощают только 30% падающего света, что соответствует 40% света, поглощаемого блестящими листьями.

Обычно листья содержат 400-600 мг хлорофилла на 1 м². Количественные характеристики поглощения света хлоропластами и в особенности интактными листьями существенно отличаются от соответствующих показателей для хлорофилла в растворе. Эти различия объясняются тем, что молекулы хлорофилла организованы в плотные хлорофилл-белковые комплексы и эффективная длина пути света через лист оказывается гораздо большей из-за многочисленных актов рассеяния. Колебания в содержании хлорофилла обычно влияют сильнее всего на поглощение в зеленой и дальней красной областях спектра, в которых хлорофилл поглощает слабо. Именно эти длины волн преобладают в затененных местообитаниях, где свет фильтруется через взаимно

перекрывающиеся слои растительности, и растения, приспособленные к сильному затенению, обычно характеризуются повышенной концентрацией хлорофилла.

Различия в светопоглощении листьев необходимо принимать во внимание при рассмотрении потребности фотосинтеза в энергии света. При прочих равных условиях лист с большим поглощением должен иметь более высокий кажущийся квантовый выход в расчете на единицу энергии падающего света, чем лист с меньшим поглощением. Например, разница между матовыми и блестящими листьями *Enceliafarinosi* или листьями с разным содержанием хлорофилла может целиком объясняться различием в поглощении, поскольку квантовый выход в расчете на поглощенный свет в обоих случаях один и тот же.

1.6.2 Температура

Влияние температуры на фотосинтез обычно обратимо, если ее значение не выходит за пределы устойчивости важнейших систем листа. Пределы устойчивости зависят от генотипа и предыстории развития листа, почти для всех растений наиболее благоприятным является диапазон температур, от 10 до 35 °С. При температурах за пределами устойчивости физиологических систем листа, наблюдается необратимая потеря фотосинтетической активности. Однако некоторые растения могут акклиматизироваться к высоким температурам, благодаря белкам теплового шока (Алехина, 2005).

1.6.3 Водный стресс

По водному питанию, мхи могут принимать промежуточные значения, между ксерофитами и гидрофитами (Spitale, 2009). Водный дефицит у растений может возникать в течение дня, если транспирация превышает скорость поступления воды в лист, или он может носить сезонный характер, если в почве истощаются запасы влаги. Суммарный водный потенциал оказывает большое влияние на устьичную проводимость, и в случае

отсутствия компенсирующего механизма, в частности неспособности к осмотической перестройке, потеря тургора приводит к закрыванию устьиц.

У растений способность приспосабливаться к засухе развита в разной степени, и, хотя она обычно выражается в форме морфологической и физиологической адаптации, позволяющей растениям свести водный стресс к минимуму, некоторые ксерофиты и «воскресающие» растения действительно устойчивы к частичному или полному обезвоживанию.

Устойчивые к обезвоживанию растения способны выживать даже в воздушно-сухом состоянии. К ним относятся аэрофильные водоросли, лишайники, мхи, эпифитные папоротники и сравнительно немногие покрытосеменные. Протоплазма их клеток способна выдерживать пребывание в условиях сильной воздушной сухости, причем критическим фактором, определяющим возможность развития устойчивости к высыханию у покрытосеменных «воскресающих» растений, является скорость обезвоживания. Быстрое высушивание губительно. Для таких растений, как *Boryanitida*, полностью оводненная ткань не сразу становится устойчивой к обезвоживанию; для развития процесса устойчивости при водном потенциале, близком к $-5,6$ МПа, необходимо определенное время. Таким образом, свойства ксероморфности растений, обеспечивающие уменьшение скорости дегидратации и дающие возможность в полной мере развиться засухоустойчивости, представляют собой также приспособления, ослабляющие неблагоприятное действие засухи.

1.6.4 Недостаток минеральных веществ

Кроме воды, поглощаемой из почвы, и органических веществ, образующихся в процессе фотосинтеза, зеленому растению необходимо множество минеральных веществ. В клетке эти вещества выполняют целый ряд структурных функций, а также вовлекаются в действие специфических ферментов, регулирующих важные аспекты метаболизма клетки. При дефиците азота у *Atriplex patula* уменьшается скорость фотосинтеза как при насыщающих концентрациях CO_2 , так и на линейном участке углекислотной

кривой (при постоянной концентрации CO_2 в межклетниках 200 мкл CO_2 на 1 л воздуха). Соответственно скорость фотосинтеза листьев, различающихся по характеру азотного питания, тесно коррелирует с активностью РубФ-карбоксилазы в экстракте. У которых снижение скорости фотосинтеза при дефиците азота обусловлено увеличением мезофилльного «сопротивления» фиксации CO_2 , а не лимитированием со стороны устьичного аппарата.

Важная роль калия в функционировании замыкающих клеток устьиц хорошо известна. У люцерны и сахарной свеклы при недостатке калия сначала увеличивается мезофилльное сопротивление поглощению CO_2 , а затем устьичное. У люцерны снижение фотосинтеза объясняют уменьшением карбоксилазной активности, а не лимитированием транспорта электронов.

Недостаток фосфора у сахарной свеклы также связывают преимущественно с увеличением мезофилльного сопротивления поглощению CO_2 . При недостатке железа фотосинтез, рассчитанный на единицу площади листьев, снижается, причем это снижение является функцией содержания.

Материалы и методы исследования

2.1 Объекты исследования

В данной работе были исследованы 25 вид мхов для оценки содержания синтетических пигментов, фотосинтетических параметров с использованием метода регистрации флуоресценции в сентябре 2014 г. В 2015 году было взято 6 видов мхов для исследования тех же параметров в течение вегетационного сезона с мая по ноябрь. Объекты собирались в окрестностях города Красноярска.

Латинские названия приведены, для печеночников – по Шлякову (1976, 1979), для листостебельных мхов – по Дьяченко (1997, 1999).

Таблица 1 - Экологические группы различных видов мхов

Вид	Экологическая группа по отношению к богатству почвы, субстрата	Экологическая группа по отношению к увлажненности
<i>Apometzgeriapubescens</i> (Schrank) Kuwah.	кальцефил	мезофит
<i>Ptilidiumciliare</i> (L.) Hampe.	ацидофил	мезофит
<i>Fontinalisantipyretica</i> Hedw.	эвтроф	гидрофит
<i>Cratoneuronfilicinum</i> (Hedw.) Spruce	факультативно кальцефильныйэвтроф	гидрогигрофит
<i>Marchantiapolymorpha</i> L.	мезотроф	гигрофит
<i>Rhodobryumroseum</i> (Hedw.) Limpr.	эвтроф	гигромезофит
<i>Brachytheciumsalebrosum</i> (Web. Et Mohr) B. S. G.	мезоэвтроф	
<i>Stereodonbambergeri</i> (Schimp.) Lindb.	кальцефил	
<i>Climaciumdendroides</i> (Hedw.) Web.	эвтроф	мезогигрофит
<i>Calliergonellalindbergii</i> (Mitt.) Hedenaes	эвтроф	
<i>Plagiomniumcuspidatum</i> (Hedw.) T. Kop	эвтроф	мезофит
<i>Plagiomniumconfertidens</i> (Lindb. et H. Arnell) T. Kop.	эвтроф	
<i>Polytrichastrumalpinum</i> (Hedw.) G. L. Smith.	мезоэвтроф	
<i>Atrichumflavisetum</i> Mitt.	мезоэвтроф	
<i>Dicranumfuscescens</i> Turn.	мезоэвтроф	
<i>Brachytheciumrotaeanum</i> De Not.	мезоэвтроф	
<i>Homaliatrichomanoides</i> (Hedw.) B. S. G.	литофит, эпифит	
<i>Hylocomiumsplendens</i> (Hedw.) B. S. G.	мезоэвтроф	

Вид	Экологическая группа по отношению к богатству почвы, субстрата	Экологическая группа по отношению к увлажненности
<i>Rhytidiadelphus striquetrus</i> (Hedw.) Warnst	эвтроф	
<i>Thuidium philiberti</i> Limpr.	кальцефильный эвтроф	
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	мезоэвтроф	
<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) M. Fleisch	мезотроф	ксеромезофит
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	олигомезотроф, преимущественно эпиксил	
<i>Hedwigia ciliata</i> (Hedw.) P. Beauv.	литофит	
<i>Neckera pennata</i> Hedw.	эпифит, литофит, мезоэвтроф	
<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.	эвтроф	
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	мезоэвтроф	индифферентный

2.2 Измерение фотосинтетических параметров

Свежесобранными растениями производили измерения при помощи прибора JUNIOR-PAM в пяти повторностях при трех промежутках температур: 0-3 °C, 10-12°C и 22-25°C.

Были зафиксированы следующие параметры (Современные аппаратуры и методы исследования биологических систем, 2011):

ETR- скорость электронного транспорта;

α – тангенс угла наклона линейного участка световой кривой (его приравнивают к квантовому выходу);

Y (NPQ) – нефотохимическое тушение флуоресценции (Кайбейнен, 2009).

2.3 Спектрофотометрическое определение фотосинтетических пигментов

Все виды были зафиксированы фотоаппаратом, на фоне миллиметровки, для того чтобы можно было измерить площадь поверхности исследуемого мха, все измерения площади производились в программе ImageJ. Каждый вид был взят в трех-пятиповторностях.

Далее каждый образец растирали в ступке, перед растиранием добавляли стекло 0,1 г и карбонат кальция в эквивалентном количестве. Полученную кашицу поместили в мерные пробирки, залили этанолом (96%),

накрыли пробками предварительно обернутые фольгой. Затем колбы выдерживали на водяной бане при температуре 75°C, после чего их поместили в холодильник на сутки. Охлажденные растворы центрифугировали в течение 5 минут при скорости 7 тыс. оборотов.

Надосадочную жидкость помещали в кюветы спектрофотометра (Spekol 1300), для контроля в одну из кювет налили этанол. Измерения оптической плотности проходили на длинах волн:

Определение концентрации хлорофиллов, осуществляли по двухволновому методу (Гавриленко, 1975) и рассчитывали по следующим формулам:

$$X_{\text{л а}} = 13,36 \cdot D_{649} - 5,19 \cdot D_{665};$$

$$X_{\text{л б}} = 27,43 \cdot D_{649} - 8,12 \cdot D_{665};$$

$$\text{Кар} = (1000 \cdot D(470-720) - 3,21 \cdot X_{\text{л а}} - X_{\text{л б}}).$$

$$\text{Определение ССК} = \frac{1,2 \cdot X_{\text{л б}} + X_{\text{л а}}}{X_{\text{л а}} + X_{\text{л б}}}$$

Где, D – оптическая плотность при 470, 649, 665 и 720 нм; X_{л а} – хлорофилла; X_{л б} – хлорофилл б; Кар – каротиноиды; ССК – светособирающий комплекс.

Расчеты и статистическую обработку проводилис использованием пакета программ MicrosoftExel и STATISTICA 10.

Результаты и обсуждения

Сравнительная оценка фотосинтетических параметров

Фотосинтетические характеристики в течение вегетационного
сезона

Выводы

1. Максимальные отношения X_{la} к X_{lb} наблюдаются у *Hedwigia* - 3,01, минимальное значение - у *Cratoneuron* - 1,47. Наибольшее содержание суммы хлорофиллов у вида *Ptilidium* (424,83 мг/м²), наименьшее количество хлорофиллов у *Stereodon* (79,63 мг/м²). Наибольшее количество каротиноидов зарегистрировано у *Plagiomnium cuspidatum* (100-168 мг/м²). Минимальное содержание каротиноидов обнаружено у вида *Pleurozium* (28,87 мг/м²).

2. Максимальное значение квантового выхода фотосинтеза – 0,24 (*Dicranum montanum*), минимальное значение - 0,07 (*Plagiomnium confertidens*). Наибольшее значение ETR_{max} зафиксировано у вида *Polytrichastrum* - 75,35 (мкмоль е/ м²с), наименьшее значение у *Calliergonella* - 1,8 (мкмоль е/ м²с).

3. Отношение хлорофилла a к хлорофиллу b было максимально в июле у Маршанции (4,71), минимальное отношение у Брахитециума (1,32). Наибольшее содержание каротиноидов в июле у Маршанции (161,63 мг/м²), минимальное содержание каротиноидов в ноябре у Абьетинеллы (21,13 мг/м²). Отношение хлорофиллов к каротиноидам максимальное в ноябре у Фонтиналеса (9,70), минимальное у Фонтиналеса (3,30) в июне. Максимальные значения ССК были характерны в сентябре для Плагиомниума (0,94), минимальное значение у Маршанции (0,45) в июле (0,59). Установлена видовая специфика для динамики количественных показателей фотосинтетических пигментов.

4. Скорость электронного транспорта на протяжении вегетационного сезона у маршанции увеличивается в 6 раз, у ритидиладельфуса в 2 раза при 22 °С. Снижение экспериментальной температуры приводит к снижению скорости электронного транспорта до 2 раз и более. По показателям нефотохимического тушения и квантового выхода не выявлено достоверной зависимости влияния температуры и периода вегетационного сезона.

Список использованных источников

1. Glime, J. Bryophyte Ecology: ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. – 2007.
2. Kull, O. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance/ O. Kull., U. Niinemets, J.D. Tenhunen. - Tree Physiology, 1998, Volume 18, pp 681–696.
3. Marschall M. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids/ M. Marschall, M.C.F Proctor. - Annals of Botany, 2004, Volume 94, pp 593– 603.
4. Shubin Lan. Composition of photosynthetic organisms and diurnal changes of photosynthetic efficiency in algae and moss crusts/ Shubin Lan, Li Wu, Delu Zhang, Chunxiang Hu. - Plant and Soil, February 2012, Volume 351, Issue 1-2, pp 325-336.
5. Spitale, D. Spatial distribution of bryophytes along a moisture gradient: an approach using photosynthetic pigments as indicators of stress/ D. Spitale. - Ecological Research, november 2009, Volume 24, Issue 6, pp 1279-1286
6. Tobias, M. Acclimation of photosynthetic characteristics of the moss *Pleurozium schreberi* to among-habitat and within-canopy light gradients/ M. Tobias, U. Niinemets. - Plant Biology, 2010, Volume 12, pp 743–754.
7. Алехина, Н. Д. Учебник по физиологии растений для студентов биологических специальностей вузов / Н. Д. Алехина, Ю. В. Балнокин, В. Ф. Гавриленко и др.; под ред. И. П. Ермакова. – Москва: Изд. центр «Академия», 2005. – 640 с.
8. Бардунов, Л. В. Древнейшие на суше/ Л. В. Бардунов. - Новосибирск: Наука, 1984.
9. Ботаника. Учебник для вузов : в 4 т. / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Кадерайт, А. Брезински, К. Кернер ; на основе учебника Э. Страсбургера [и др.] ; пер. с нем. Н.В.Хмелевской, К.Л.Тарасова, К.П.Глазуновой, А.П.Сухорукова. — Москва: Издательский центр «Академия», 2007. — 368 с.
10. Воронова, Е. Н. Изменения состояния фотосинтетического аппарата диатомовой водоросли *Thalassiosira weissflogii* при фотоадаптации и

фотоповреждении / Е. Н. Воронова, И. В. Конюхов, Ю. В. Казимирко, С. И. Погосян, А. Б. Рубин. – Физиология растений, том 56, №6, 2009, с. 836 - 843.

11. Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание: учебное пособие / В. Ф. Гавриленко, М. Е. Ладыгина, Л. М. Хандобина. – М., «Высш. школа», 1975. – 392с.

12. Головки, Т. К. Адаптогенез фотосинтетического аппарата: статья/ Т.К.Головки, О.В. Дымова, Н.В. Пыстина. – Вестник Нижегородского ун-та, 2001. – с 77-79.

13. Гудвин, Т. Введение в биохимию растений: в 2 т. / Т. Гудвин, Э. Мерсер; перевод с английского: А. О. Ганго, Р. А. Звягильская, Ж. В. Успенская, В. Р. Шатилова; под редакцией В. Л. Кретовича. – Москва: Мир, 1968. – 393 с.

14. Гэлстон, А. Жизнь зеленого растения / А. Гэлстон, П. Девис, Р. Сэттер. – Москва: Мир, 1983. – 552 с.

15. Дьяченко, А. П. Флора листостебельных мхов Урала / А. П. Дьяченко. - Уральский гос. Университет: Екатеринбург, 1997. - Ч. I. 264 с.; 1999. Ч. II. 375 с.

16. Зотикова, А.П., Структура и функция ассимиляционного аппарата кедра сибирского в горах Центрального Алтая/ А.П. Зотикова, О.Г. Бендер. - JournalofSiberianFederalUniversity, 2009, Biology. – с. 80-89.

17. Иванов, Л. А. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на южном Урале / Л. А. Иванов, Л. А. Иванова, Д. А. Рожина, П. К. Юдина. – Физиология растений: том 60, №6, 2013, с. 856-864.

18. Кайбейнен, Э. Л. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их измерение в ходе вегетации/ Э. Л. Кайбейнен. – Физиология растений, том, № 4, 2009. - с. 490-499.

19. Карапетян, Н. В. Нефотохимическое тушение флуоресценции у цианобактерий/ Н. В. Карапетян. - Биохимия, 2007, Т. 72, № 10. - с. 1385 – 1395.

20. Кожевникова, А.М. Характеристика пигментного аппарата листьев различных сортов фундука во влажных субтропиках России / А. М. Кожевникова, О.Г. Белоус. - Субтропическое и декоративное садоводство. Науч. тр. Сочи, 2012. Выпуск 47.– с.178-182.

21. Комарницкий, Н. А. Ботаника (систематика растений) / Н. А. Комарницкий. – М., «Просвещение», 1975. - 608 с.

22. Корнеев, Д. Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла/ Д. Ю. Корнеев. - Киев: Альтерпрес, 2002. - 188 с.
23. Кузнецов, В. В. Физиология растений / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – Москва: Высш. шк., 2006. – 742 с.
24. Культиасов, И. М. Экология растений / И. М. Культиасов. – Москва: Издательство Московского университета, 1982. – 384 с.
25. Лархер, В. Экология растений/ В. Лархер; перевод с немецкого: Д. П. Викторова, Т. А. Работнова. - Москва: Мир, 1978. – 382 с.
26. Медведев, С. С. Физиология растений / С. С. Медведев. – Санкт-Петербург: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.
27. Медведев, С. С. Физиология растений: учебник/ С. С. Медведев. — Санкт-Петербург: БХВ-Петербург, 2012. — 512 с.
28. Орт, Д. Фотосинтез: в 2 т. Т. 2. / Д. Орт, Б. А. Меландри, В. Юнге, и др.; ред. Говинджи. - Москва: Мир, 1987. – 460 с.
29. Орт, Д. Фотосинтез: в 2 т. Т.1. / Д. Орт, Говинджи, Дж. Уитмарш, и др.; ред. Говинджи. - Москва: Мир, 1987. - 728 с.
30. Практикум по физиологии растений: учебное пособие / под редакцией И. И. Гунара. – Москва: Колос, 1972. - 168 с.
31. Рубин, Б. А. Курс физиологии растений: для биол. специальностей ун-тов / Б.А. Рубин. - 3-е изд., перераб. и доп. - Москва: Высш. школа, 1971. - 672 с.
32. Сариева, Г. Е. Адаптационный потенциал фотосинтеза у соровпщеницы с признаком «свернутый лист» при действии высокой температуры/ Г. Е. Сариева, С. С. Кенжебаева, Х. К. Лихтенталер. – Физиология растений, 2010, т. 57, № 1, с. 32-41.
33. Смоликова, Г. Н. Каротиноиды семян: синтез, разнообразие, функции / Г. Н. Смоликова, С. С. Медведев. – Физиология растений: том 62, №1, 2015. – с. 3- 6.
34. Стриж, И. Г. Фотоингибирование фотосистемы *Pin vitro*. Спектральный и кинетический анализ / И. Г. Стриж, К. В. Неверов. – Физиология растений: том 54, № 4, 2007. – с 499 – 510.
35. Тютерева, Е. В. Реакции лишённого Хл b мутанта ячменя *chlorina 3613* на пролонгированное снижение освещённости. 1. Динамика содержания хлорофиллов, рост и продуктивность / Е. В. Тютерева, О. В. Войцеховская.- Физиология растений: том 58, №1, 2011. – с. 3-11.

36. Финенко, З. З. Эффективность фотосинтеза фитопланктона в чёрном море/ З. З. Финенко, И. В. Ковалёва, Т. Я. Чурилова, В. В. Суслин. - Морський екологічний журнал, №2, Т. VIII, 2009. – С. 25-36.
37. Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 2. Печеночники: гербертовые-геокаликсовые / Р. Н. Шляков. - Л., 1979. - 191 с
38. Шляков, Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Антоцеротовые; печеночники: гапломитриевые-мецгериевые / Р. Н. Шляков. - Л., 1976. - 91 с.
39. Шпак, О. В. Эколого-физиологическая характеристика некоторых видов мхов в Хибинах: автореферат / О. В. Шпак. - С.-Петербург., 2008. – 20 с.
40. Эдвардс, С. Фотосинтез С3- и С4-растений: механизмы и регуляция / С. Эдвардс, Д. Уокер. – Москва: Мир, 1986. – 590 с.
41. Юрина, Н. П. Светоиндуцируемые стрессовые белки пластид фототрофов/ Н. П. Юрина, Д. В. Мокерова, М. С. Одинцова. – Физиология растений: том 60, № 5, 2013. - с. 611–624.
42. Якушкина, Н. И. Физиология растений: учебник для вузов / Н. И. Якушкина. – 3-е изд. – Москва: Просвещение, 2003. – 463 с.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилл а и b, каротиноиды, сумма хлорофиллов, отношение хлорофилла а к хлорофиллу b, отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам)

	хл А ₂ мг/м ²	хл В, мг/м ²	кар, мг/м ²	хла+хлв, мг/м ²	хла/хлб, мг/м ²	(хла+хлб)/кар, мг/м ²
<i>Climacium</i>	127,25	59,42	64,66	186,66	2,14	2,90
<i>dendroides</i>	7,64	1,52	4,57	8,79	0,10	0,09
<i>Rhytidiadelphus</i>	129,66	57,25	65,49	186,91	2,26	2,84
<i>triquetrus</i>	23,62	9,88	10,43	33,50	0,03	0,06
<i>Hylocomium</i>	74,29	34,10	41,20	108,39	2,17	2,61
<i>splendens</i>	11,73	4,81	4,44	16,53	0,04	0,17
<i>Pleurozium</i>	67,52	32,29	28,87	99,81	2,01	3,46
<i>schreberi</i>	26,48	11,67	11,06	38,10	0,13	0,02
<i>Neckera</i>	70,60	36,25	36,36	106,85	1,95	2,93
<i>pennata</i>	7,97	3,92	3,54	11,87	0,02	0,04
<i>Homalia</i>	72,77	40,44	36,40	113,21	1,79	3,10
<i>trichomanoides</i>	12,95	6,00	3,09	10,27	0,05	0,04
<i>Ptilium</i>	68,03	37,89	31,80	105,92	1,80	3,31
<i>crista-castrensis</i>	21,76	12,25	10,05	34,01	0,02	0,04
<i>Thuidium</i>	95,89	47,30	48,72	143,19	2,03	2,97
<i>philibertii</i>	5,60	0,90	5,50	4,70	0,16	0,24
<i>Rhytidium</i>	123,21	57,02	57,77	180,24	2,15	3,14
<i>rugosum</i>	17,92	3,72	9,63	21,64	0,17	0,15
<i>Brachythecium</i>	129,83	68,92	57,98	198,75	1,88	3,38
<i>salebrosum</i>	36,83	19,97	14,44	56,70	0,08	0,16
<i>Dicranum</i>	248,51	103,10	110,43	351,61	2,41	3,19
<i>montanum</i>	7,62	0,86	3,76	6,80	0,09	0,05
<i>Fontinalis</i>	237,77	97,98	127,79	335,75	2,42	2,62

	хл А, мг/м ²	хл В, мг/м ²	кар, мг/м ²	хла+хлв, мг/м ²	хла/хлб, мг/м ²	(хла+хлб)/кар, мг/м ²
<i>antipyretica</i>	67,73	27,91	34,81	95,64	0,02	0,06
<i>Apometzgeria</i>	234,18	100,78	128,04	334,96	2,32	2,62
<i>pubescens</i>	32,23	13,11	18,11	45,34	0,02	0,02
<i>Hedwigia</i>	107,32	36,72	74,91	144,04	3,01	1,91
<i>ciliata</i>	18,73	5,68	8,44	22,19	0,52	0,09
<i>Calliergonella</i>	58,66	21,41	29,95	80,07	2,78	2,78
<i>lindbergii</i>	14,31	5,90	9,08	20,07	0,18	0,18
<i>Rhodobryum</i>	297,74	134,84	148,72	432,58	2,27	2,89
<i>roseum</i>	51,53	30,98	25,20	82,07	0,14	0,08
<i>Plagiomnium</i>	313,59	134,36	168,64	447,95	2,32	2,68
<i>cuspidatum</i>	38,94	6,58	20,56	43,92	0,23	0,10
<i>Stereodon</i>	54,13	25,51	33,94	79,63	2,10	2,34
<i>bambergeri</i>	7,19	1,63	3,61	8,82	0,15	0,01
<i>Brachythecium</i>	187,62	103,63	95,14	291,25	1,77	3,16
<i>rotaeum</i>	83,93	44,50	44,76	128,35	0,12	0,11
<i>Plagiomnium</i>	159,00	68,36	73,18	227,36	2,31	3,09
<i>confertidens</i>	26,81	8,98	9,80	35,75	0,09	0,07
<i>Cratoneuron</i>	195,89	133,15	74,81	329,04	1,47	4,39
<i>filicinum</i>	18,97	11,51	5,45	30,30	0,03	0,21
<i>Ptilidium</i>	293,07	131,76	135,17	424,83	2,22	3,11
<i>ciliare</i>	46,70	20,00	15,45	66,65	0,04	0,13
<i>Dicranum</i>	69,98	28,03	39,20	98,01	2,56	2,51
<i>fuscescens</i>	4,24	3,48	3,20	6,60	0,27	0,06
<i>Atrichum</i>	121,97	51,93	58,87	173,90	2,35	2,97
<i>flavisetum</i>	10,79	4,90	6,47	15,70	0,01	0,06
<i>Polytrichastrum</i>	159,09	63,40	77,20	222,49	2,51	2,88
<i>alpinum</i>	8,16	2,89	2,94	10,84	0,05	0,03

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Изменение содержания фотосинтетических пигментов (хлорофилл а и b, каротиноиды, сумма хлорофиллов, отношение хлорофилла а к хлорофиллу b, отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам, светособирающий комплекс) в течение вегетационного сезона

	Дата	Хл А	Хл В	каротиноиды	хла+хлв	хлА/хлВ	Сумма хл/кар	ССК
фонтаналес	22.05.15	302,35	154,14	111,20	456,49	1,96	4,16	0,74
		28,75	13,03	12,25	41,05	0,07	0,23	0,02
	16.06.15	154,67	84,90	77,56	239,57	1,87	3,30	0,77
		18,19	11,56	13,69	28,89	0,14	0,32	0,04
	07.07.15	362,38	123,48	131,05	485,86	3,01	3,76	0,56
		21,91	10,69	10,00	27,56	0,27	0,26	0,04
	25.08.15	266,90	106,21	86,94	373,11	2,86	4,20	0,59
		46,40	31,86	5,20	67,44	0,32	0,49	0,06
	25.09.15	191,04	95,41	81,18	286,45	2,01	3,52	0,73
		14,53	7,75	5,00	22,23	0,03	0,08	0,01
	06.11.15	219,64	133,51	36,78	353,15	1,65	9,70	0,83
		8,46	5,46	2,51	13,41	0,04	0,42	0,01
маршанция	22.05.15	170,10	68,53	61,95	238,63	2,63	3,83	0,62
		12,49	9,32	2,93	20,77	0,25	0,20	0,04
	16.06.15	104,57	48,99	46,95	153,56	2,18	3,69	0,70
		5,39	3,03	6,49	5,78	0,22	0,77	0,04
	07.07.15	370,67	103,09	161,63	473,77	4,71	2,84	0,45
		97,40	41,84	27,26	136,30	1,72	0,37	0,10
	25.08.15	198,13	62,24	70,35	260,37	3,27	3,70	0,53
		14,25	5,26	3,60	16,37	0,31	0,15	0,04
	25.09.15	315,13	128,22	102,57	443,34	2,47	4,32	0,64
		16,03	7,69	3,06	22,33	0,10	0,16	0,02
	06.11.15	253,31	110,35	89,85	363,66	2,29	4,08	0,67

	Дата	Хл А	Хл В	каротиноиды	хла+хлв	хлА/хлВ	Сумма хл/кар	ССК
		16,47	6,32	7,69	22,71	0,03	0,14	0,01
ритидиадельфус	22.05.15	111,57	45,92	39,86	157,49	2,43	3,95	0,64
		7,37	2,95	1,74	10,22	0,05	0,16	0,01
	16.06.15	73,84	38,10	25,31	111,94	1,94	4,43	0,75
		3,17	2,09	0,81	5,11	0,05	0,19	0,01
	07.07.15	155,40	79,02	41,20	234,42	1,99	5,59	0,74
		42,45	24,59	8,39	67,04	0,08	0,49	0,02
	25.08.15	155,60	59,13	50,92	214,73	2,72	4,20	0,60
		13,42	10,62	1,51	23,80	0,24	0,35	0,04
	25.09.15	128,98	63,63	42,31	192,61	2,06	4,52	0,72
		10,66	6,86	2,25	16,86	0,11	0,22	0,03
	06.11.15	147,67	61,77	45,78	209,44	2,41	4,59	0,65
		13,69	6,50	3,25	19,22	0,16	0,37	0,03
абиетинелла	22.05.15	107,79	45,98	33,78	153,77	2,34	4,55	0,66
		4,93	2,20	1,38	7,12	0,00	0,03	0,00
	16.06.15	151,10	71,13	43,65	222,23	2,12	5,09	0,71
		17,18	7,09	4,51	24,25	0,04	0,05	0,01
	07.07.15	152,62	73,00	48,12	225,62	2,08	4,68	0,71
		16,41	5,81	4,40	22,18	0,06	0,07	0,01
	25.08.15	110,60	35,02	38,02	145,62	3,69	3,71	0,49
		23,01	13,13	5,11	35,91	0,72	0,47	0,08
	25.09.15	106,07	55,06	34,18	161,13	1,92	4,70	0,81
		12,18	5,97	3,26	18,09	0,03	0,14	0,04
	06.11.15	59,32	30,63	21,13	89,95	1,93	4,37	0,75
		4,50	1,67	2,79	6,10	0,06	0,45	0,02
плагиомниум	22.05.15	127,87	54,08	47,72	181,95	2,36	3,87	0,66
		17,46	5,28	7,74	21,93	0,18	0,25	0,04
	16.06.15	173,43	88,12	41,63	261,55	1,97	6,30	0,74
		3,10	1,86	2,04	4,93	0,01	0,19	0,00

	Дата	Хл А	Хл В	каротиноиды	хла+хлв	хлА/хлВ	Сумма хл/кар	ССК
	07.07.15	137,03	83,26	33,16	220,29	1,66	6,68	0,83
		8,86	8,51	1,38	16,71	0,10	0,65	0,03
	25.08.15	138,45	55,03	42,60	193,48	3,25	4,43	0,58
		22,06	19,07	3,91	41,13	1,07	0,62	0,12
	25.09.15	179,19	115,55	66,13	294,74	1,56	4,47	0,94
		10,31	7,62	4,90	16,26	0,09	0,15	0,01
	06.11.15	146,00	79,89	35,11	225,89	1,81	6,85	0,79
		17,14	6,11	7,50	23,07	0,09	0,70	0,03
брахитециум	22.05.15	125,75	59,14	40,26	184,89	2,11	4,57	0,71
		16,12	4,20	2,21	19,98	0,16	0,34	0,04
	16.06.15	120,61	61,39	32,75	181,99	1,97	5,59	0,74
		5,83	2,14	2,08	5,71	0,13	0,34	0,03
	07.07.15	89,28	52,87	24,91	142,15	1,76	6,02	0,81
		10,99	10,48	3,94	20,95	0,22	1,19	0,06
	25.08.15	123,98	58,80	35,54	182,79	2,11	5,15	0,71
		3,30	2,35	0,37	5,63	0,03	0,19	0,01
	25.09.15	98,46	75,26	32,48	173,72	1,32	5,46	0,80

Полужирным шрифтом выделена ошибка среднего.

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Достоверность по Фишеру

Вид	Фактор	ETR		NPQ	
		F	p	F	p
плагиомниум	фактор 1	0,61	0,615	5,29	0,004
	фактор 2	76,26	0	18,86	0
	факторы 1 и 2	1,13	0,361	1,11	0,374
ритидиадельфус	фактор 1	5,21	0,02	2,5	0,57
	фактор 2	31,16	0	0,97	0,387
	факторы 1 и 2	2,35	0,036	4,423	0,001
финтиналес	фактор 1	13,12	0	13,6	0
	факторы 2	44,09	0	0,57	0,567
	факторы 1 и 2	0,81	5,96	2,19	0,045
абиетинелла	фактор 1	3,81	0,01	1,622	0,186
	фактор 2	26,84	0	0,339	0,714
	факторы 1 и 2	3,59	0,003	4,8	0
брахитециум	фактор 1	1,5	0,219	8,7	0
	фактор 2	55,21	0	3,816	0,3
	факторы 1 и 2	1,94	0,078	1,261	0,289
маршанция	фактор 1	27,37	0	8,839	0
	фактор 2	99,58	0	7,3162,976	0,001
	факторы 1 и 2	6,86	0		0,004

Фактор 1 - дата проводимого измерения, фактор 2 - температура, при котором проводилось измерение, факторы 1 и 2 - совместное действие факторов.